

十万大山山地常绿阔叶林群落物种组成与结构特征

姜冬冬¹, 罗应华^{1,2,3*}, 何巧萍¹, 覃林¹, 林建勇⁴, 零雅茗⁵

(1. 广西大学 林学院, 南宁 530004; 2. 广西大学 林学院 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004; 3. 来宾金秀大瑶山森林生态系统广西野外科学观测研究站, 广西来宾 546100; 4. 广西壮族自治区林业科学研究院, 南宁 530002; 5. 防城港市十万大山国家级自然保护区管理局, 广西 防城港, 538000)

摘要: 十万大山是广西生物多样性热点区域之一, 其主要植被类型是山地常绿阔叶林, 为了解区域内山地常绿阔叶林的群落现状及优势种群结构的发展现状, 该文以十万大山山地常绿阔叶林 1 hm² 固定监测样地中胸径 ≥ 1 cm 的木本植物为研究对象, 分析其物种组成、径级结构、树高结构和用 $g(r)$ 函数分析优势种的空间分布格局。结果表明: (1) 群落中胸径 ≥ 1 cm 的木本植物共计 7 517 株, 隶属 52 科 108 属 153 种; 群落的优势种有云南桫欏树(*Clethra delavayi*)、银木荷(*Schima argentea*)、毛折柄茶(*Hartia villosa*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)、黄杞(*Engelhardtia roxburghiana*)、罗伞树(*Ardisia quinquegona*)、鼠刺(*Itea chinensis*)、腺叶山矾(*Symplocos adenophylla*)、假杨桐(*Eurya subintegra*)、毛冬青(*Ilex pubescens*), 但优势种的优势地位不明显。(2) 群落整体平均胸径 5.51 cm, 径级、树高分布呈近似倒“J”型; 优势种的径级分布多呈倒“J”型或“L”型, 群落有较强的更新能力。(3) 群落优势种稳定共存; 优势种在样地中呈聚集分布, 但优势种间聚集分布的位置有差异。总体上, 群落目前更新状态良好, 群落中已有顶极群落优势种的存在, 但群落具有一定的次生性特征, 还未到达稳定的顶极群落状态, 优势种间能稳定共存, 有向稳定顶极群落演替的潜力, 应继续加强管护, 促进十万大山山地常绿阔叶林群落的更新与生存。

关键词: 山地常绿阔叶林, 物种组成, 径级结构, 空间分布格局

Species composition and structural characteristics of mountain evergreen broad-leaved forest community in Shiwandashan, Guangxi

JIANG Dongdong¹, LUO Yinghua^{1,2,3*}, HE Qiaoping¹, QIN Lin¹, LIN Jianyong⁴, LING Yaming⁵

(1. Forestry College of Guangxi University, Nanning, 530004, China; 2. Forestry College of Guangxi University, Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Nanning, 530004, China; 3. Laibin Jinxiu Dayaoshan Forest Ecosystems Observation and Research Station of Guangxi, Laibin, Guangxi, 546100, China; 4. Guangxi Zhuang Autonomous Region Forestry Research Institute, Nanning, 530002, China; 5. Fangchenggang Shiwandashan National Nature Reserve Administration Bureau, Fangchenggang, Guangxi, 538000, China)

Abstract: Shiwandashan is one of the hotspots of biodiversity in Guangxi, and its main vegetation type is the mountain evergreen broad-leaved forest. In order to understand the current community status and the development status of dominant species population structure of mountainous

基金项目: 广西自然科学基金资助(2021JJA130126); 广西林草种质资源普查与收集[桂林科字[2021]第 34 号]。

第一作者: 姜冬冬 (1998–), 硕士研究生, 主要从事森林生态学研究, (E-mail) 2442664272@qq.com。

***通信作者:** 罗应华, 博士, 副教授, 主要从事森林生态学研究, (E-mail) liliaceaeluo@163.com。

evergreen broad-leaved forests in the region; This study was conducted in a fixed monitoring sample plot of 1 hm² established within the evergreen broad-leaved forest community in the Shiwandashan. Woody plants with a diameter at breast height ≥ 1 cm in the sample plot community were used as the research object to analyze their species composition, diameter class structure, tree height structure, and the spatial distribution pattern of dominant species using the $g(r)$ function. The results indicate that: (1) There are 153 species of woody plants with a diameter at breast height ≥ 1 cm in the community, belonging to 52 families and 108 genera. The individual density of the sample plot community is 7 517 plants/hm²; The dominant species in the community are *Clethra delavayi*, *Schima argentea*, *Hartia villosa*, *Castanopsis hystrix*, *Engelhardtia roxburghiana*, *Ardisia quinqueгона*, *Itea chinensis*, *Symplocos adenophylla*, *Eurya subintegra*, *Ilex pubescens*; But the dominant position of dominant species is not obvious. (2) The overall average diameter at breast height of the community is 5.51 cm, and the distribution of diameter class and tree height is approximately an inverted "J" shape. The diameter class distribution of dominant species is mostly an inverted "J" or "L" shape, and the community has a large number of small and medium-sized diameter class standing trees, indicating a strong self-renewal ability of the community. (3) Dominant species coexist stably in the community; The dominant species exhibit aggregated distribution in the sample plot, but there are differences in the location of aggregated distribution among dominant species. Overall, the community is currently in a good state of renewal, with the existence of dominant species in the top level community. However, the community has certain secondary characteristics and has not yet reached a stable top level community state. The dominant species can coexist stably and have the potential to inherit towards a stable top level community. Therefore, it is necessary to continue to strengthen management and promote the renewal and survival of the evergreen broad-leaved forest community in the Shiwandashan areas.

Key words: mountain evergreen broad-leaved forest, species composition, diameter class structure, spatial distribution pattern

森林是陆地生态系统的主体,植物群落是森林生态系统的生产者,在维持系统稳定与发展上的作用尤为重要(钱海源等, 2018; 俞月凤等, 2019)。植物群落两个最基本的特征是物种组成与群落结构;物种组成是群落形成的基础,年龄结构可以判断种群更新能力、生长现状、种群动态和群落演替趋势,群落结构体现的是群落更新状态,反映的是不同个体之间的配置情况及与环境的相互关系(赵广东等, 2021)。研究物种组成与群落结构可以揭示物种多样性的形成与维持机制,为群落的时空动态格局变化提供理论依据(Loreau et al., 2001)。种群空间分布格局是种群个体在群落生境水平上的分布或配置状况(Eduardo et al., 2016),是群落结构与物种共存的关键,在一定程度上解释了群落空间上的动态变化,反映的是动态变化与演替趋势(Kubota et al., 2007)。群落物种组成、生物多样性及结构可以有效的反映一个群落的稳定程度、种间关系和环境对物种生存与生长的影响(赵广东等, 2021),因此在研究物种更新、群落演替和生物多样性维持等方面有重要作用。

广西南部的十万大山地处北热带与亚热带交汇处,保存面积较大的常绿阔叶林,蕴含着丰富的生物资源,是我国热带地区重要的基因库与水源涵养林(张德楠等, 2016);由于海拔、土壤、气候、水分条件等环境因子的综合影响,其植被类型复杂多样,有典型的季雨林、沟谷雨林,还有发生在垂直带上的山地常绿阔叶林和山顶矮林,但由于长期的人为干扰,现存的常绿阔叶林多为次生林(谭伟福等, 2005)。此前,关于十万大山的研究更多关注的是其丰富的植物资源(和太平等, 2004; 魏倩倩等, 2018),对其森林群落特征鲜有报道。近年来,我国基于固定动态监测样地分析群落的物种组成、区系成分、群落结构与动态等方面有大量

研究。浙江的古田山(祝燕等, 2008), 福建的武夷山(丁晖等, 2015), 云南的哀牢山(温韩东等, 2018), 广东的鼎湖山(叶万辉等, 2008)和车八岭(吴智宏等, 2021), 广西的猫儿山(竺琳等, 2009)、大明山(朱宏光等, 2011)、九万山(彭玉华等, 2020)和岑王老山(梁洁洁等, 2020)等均建立有永久性的固定动态监测样地, 这些研究的对象基本上是保存较为完好的原生性或恢复年限较长的老龄常绿阔叶林。山地常绿阔叶林是十万大山地区的主要植被类型, 其物种组成与群落结构与邻近地区有何差异? 群落现状与发展趋势如何? 这些问题是开展区域自然保护的基础。基于此, 本研究以广西大学联合十万大山国家级自然保护区管理局参照 CTFS 森林监测技术规范建立的十万大山山地常绿阔叶林固定动态监测样地为研究对象, 通过对样地群落的物种组成与生物多样性、径级结构、树高结构和空间分布格局特征进行分析, 比较群落物种组成、结构与原始林或老龄林的差异性, 旨在阐明十万大山山地常绿阔叶林群落与植物种群发展现状、自然更新能力及未来发展趋势。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

十万大山地处广西南部, 濒临北部湾海岸, 最高峰海拔 1 462 m, 是广西南部的最高山地, 属于北热带季雨林气候区, 有冬季短夏季长, 季风气候明显, 雨热同季, 干湿季节明显等特点, 是广西乃至中国南大门的一道重要天然屏障(谭伟福等, 2005)。研究区域年均气温 26 °C, 1 月平均气温 6 °C, 7 月平均气温 33 °C; 年均降雨量 2 600 mm, 降雨量集中于 6–9 月, 7 月最多。该区域土壤类型有赤红壤、山地红壤、山地黄壤, 植被类型有沟谷雨林、季雨林、山地常绿阔叶林、山顶矮林(谭伟福等, 2005)。

1.2 样地概况

在十万大山国家级自然保护区内, 经踏查于扶隆镇白石牙水库附近选择具有典型代表性的区域布设样地, 样地为正方形, 面积 1 hm², 样地中心坐标为 108°01'02.71" E、21°51'57.79" N。样地海拔由东北向西南逐渐爬升, 最低海拔 410.00 m, 最高海拔 513.18 m, 海拔高度差为 103.18 m, 样地地形图如图 1。样地内土壤为砂页岩发育的山地红壤, 林下调落物层厚度 1~2 cm。群落外貌为终年常绿, 郁闭度 0.7~0.8, 垂直结构可分为乔木上层(高度 10~15 m)、乔木下层(高度 5~10 m)、灌木层(高度 2~5 m, 覆盖度 60%~80%)和草本层(高度 2 m 以下, 覆盖度 20%~30%), 群落中藤本植物和附生植物较少。

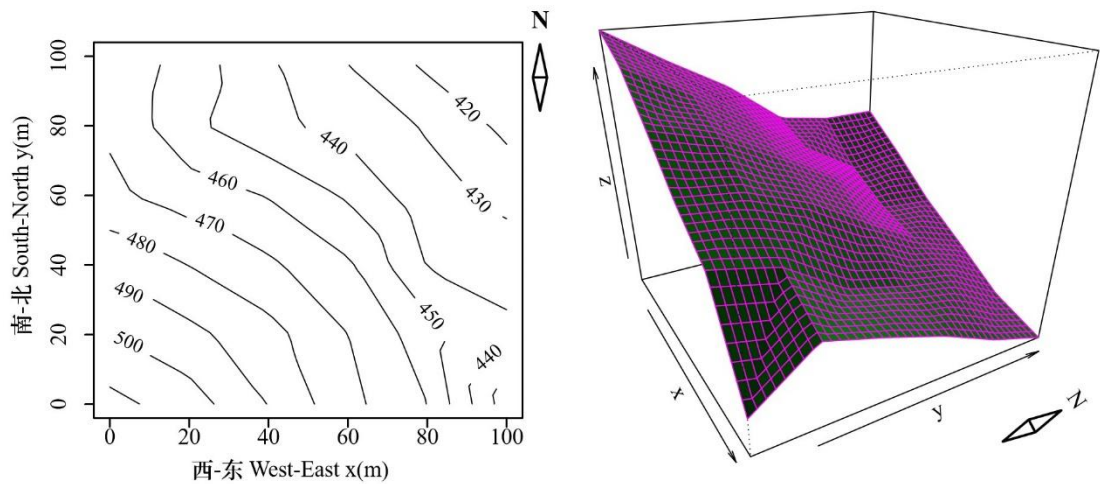


图 1 样地地形图

Fig. 1 Contour map of the plot

1.3 样地设置与调查方法

参照 CTFS 森林监测技术规范(Condit, 1998), 以样地西南角为原点, 把样地分成 25 个

20 m × 20 m 的样方,每个样方再分为 16 个 5 m × 5 m 的小样方。调查样方中胸径(Diameter at Breast Height DBH)≥1 cm 的所有植株并编号挂牌,记录其种名、胸径、高度和相对坐标。

1.4 研究方法

通过计算物种的相对显著度、相对密度、相对频度,获得各物种的重要值(叶万辉等,2008),重要值=(相对显著度+相对密度+相对频度)/3。参照丁晖等(2015)对常见种、偶见种、稀有种的划分:多度>10 株/hm² 为常见种,2~10 株/hm² 为偶见种,≤1 株/hm² 为稀有种。

参考徐学红等(2005)对不同生活型植物的径级划分方法将群落木本植物划分乔木、小乔木或灌木 2 类,再各分为 4 个径级,乔木:1 cm≤DBH≤5 cm、5 cm<DBH≤12.5 cm、12.5 cm<DBH≤22.5 cm、DBH>22.5 cm;小乔木或灌木:1 cm≤DBH≤2.5 cm、2.5 cm<DBH≤7.5 cm、7.5 cm<DBH≤12.5 cm、DBH>12.5 cm。

空间分布格局用 Ripley’s g(r) 函数分析(何增丽等,2017),使用 R 软件的“spatstat”包,尺度从 0 m 到 100 m,步长为 1 m,基于完全空间随机模型(CSR)对群落的优势种的种群分布格局进行分析,通过 99 次 MonteCarlo 随机模拟,分别利用模拟的最大值和最小值生成上下两条包迹线,计算 95%的置信区间。若实际分布的 g(r)值落在包迹线内,为随机分布;若在包迹线之上,则为聚集分布;若在包迹线之下,则为均匀分布。

全部统计分析绘图均在 Excel 和 R 4.0.5 软件中完成。

2 结果与分析

2.1 物种组成及其多样性

2.1.1 优势科组成

群落中胸径(DBH)≥1 cm 的木本植物共计 7 517 株,隶属 52 科 108 属 153 种。物种优势度较大的科有樟科(6 属 18 种)、大戟科(9 属 11 种)、茜草科(9 属 9 种)、山茶科(6 属 9 种)、冬青科(1 属 6 种)、蔷薇科(5 属 6 种)、桑科(2 属 6 种)。群落总胸高断面积为 30.87 m²/hm²,重要值排名前 10 科的个体数、重要值和胸高断面积分别占总的 74.94%、72.74%、75.62%。由表 1、图 2 可知,山茶科、樟科、壳斗科是群落优势科,其重要值、多度、累计胸高断面积大,种类多。茜草科和冬青科虽然重要值小,均不超过 4,但物种数较多;桉叶树科仅 1 种,但重要值较大,这些科是群落的次优势科。

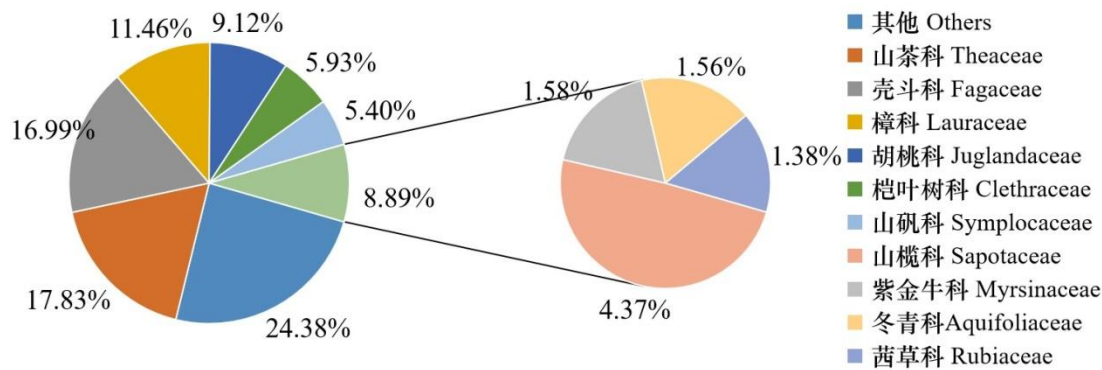


图 2 重要值前 10 科的累计胸高断面积

Fig. 2 Top 10 families in the cumulative basal area at breast height of the plot

表 1 木本植物重要值前 10 的科

Tab. 1 Top 10 families of the importance value of woody plants in the plot

科	个体数	属数	物种数	重要值
Family	Number of individuals	Number of genera	Number of species	Importance value (%)
山茶科 Theaceae	1 671	6	9	18.658
樟科 Lauraceae	718	6	18	11.002
壳斗科 Fagaceae	338	2	3	8.797
槲叶树科 Clethraceae	809	1	1	7.448
紫金牛科 Myrsinaceae	642	3	3	5.709
山矾科 Symplocaceae	410	1	4	5.589
胡桃科 Juglandaceae	153	1	1	4.397
茜草科 Rubiaceae	348	9	9	3.967
山榄科 Sapotaceae	255	4	4	3.921
冬青科 Aquifoliaceae	289	1	6	3.246
其他 Other families	1 884	74	95	27.264
总计 Total	7 517	108	153	100.000

2.1.2 物种组成

重要值前 10 的物种是乔木树种银木荷(*Schima argentea*)、毛折柄茶(*Hartia villosa*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)、黄杞(*Engelhardtia roxburghiana*)、腺叶山矾(*Symplocos adenophylla*)，小乔木或灌木树种云南槲叶树(*Clethra delavayi*)、罗伞树(*Ardisia quinqueгона*)、鼠刺(*Itea chinensis*)、假杨桐(*Eurya subintegra*)、毛冬青(*Ilex pubescens*)(表 2)，上述物种占总重要值、多度和总胸高断面积的 44.64%、48.80%和 50.70%(表 2、图 3)。由表 2、图 3 可知，云南槲叶树、银木荷、毛折柄茶、罗伞树个体数较多，占总多度的 31.74%，其中云南槲叶树个体数最多，共有 809 株；红锥、黄杞个体数不多，但平均胸径大，在胸高断面积上占有优势，这些物种间的重要值相差不大，故群落中没有绝对的优势种，这些种类是群落的共建种，一起构成了十万大山山地常绿阔叶林。

表 2 木本植物重要值前 20 的物种

Tab. 2 Top 20 species of the importance value of woody plants in the plot

物种	多度	平均胸径	平均树高	重要值
Species	Abundance	Mean DBH (cm)	Average tree height (m)	Importance value (%)
云南槲叶树 <i>Clethra delavayi</i>	809	4.35	4.44	7.45
银木荷 <i>Schima argentea</i>	618	6.32	5.87	6.98
毛折柄茶 <i>Hartia villosa</i>	527	5.92	5.91	5.85
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	119	15.44	9.04	4.55
黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	153	13.12	8.45	4.40
罗伞树 <i>Ardisia quinqueгона</i>	430	2.30	3.26	3.43
鼠刺 <i>Itea chinensis</i>	214	7.40	5.56	3.19
腺叶山矾 <i>Symplocos adenophylla</i>	255	5.11	5.43	3.13
假杨桐 <i>Eurya subintegra</i>	291	3.75	4.32	2.99
毛冬青 <i>Ilex pubescens</i>	252	3.46	4.16	2.67
黄樟 <i>Cinnamomum parthenoxylon</i>	79	13.74	8.54	2.37
肉实树 <i>Sarcosperma laurinum</i>	155	6.68	5.43	2.33

密花树 <i>Myrsine seguinii</i>	210	3.34	4.11	2.26
黧蒴锥 <i>Castanopsis fissa</i>	108	10.23	7.22	2.22
卵叶新木姜子 <i>Neolitsea ovatifolia</i>	136	6.81	6.44	2.05
厚斗柯 <i>Lithocarpus elizabethae</i>	111	7.80	6.49	2.03
细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>	155	5.19	5.18	1.88
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	148	3.41	4.21	1.54
锈毛梭子果 <i>Eberhardtia aurata</i>	92	7.27	5.94	1.50
红鳞蒲桃 <i>Syzygium hancei</i>	112	3.33	4.01	1.30
小计 Subtotal	4 974	5.69	5.26	64.10
其余物种 Other species(133 种)	2 543	5.15	4.96	35.90
总计 Total	7 517	5.51	5.16	100.00

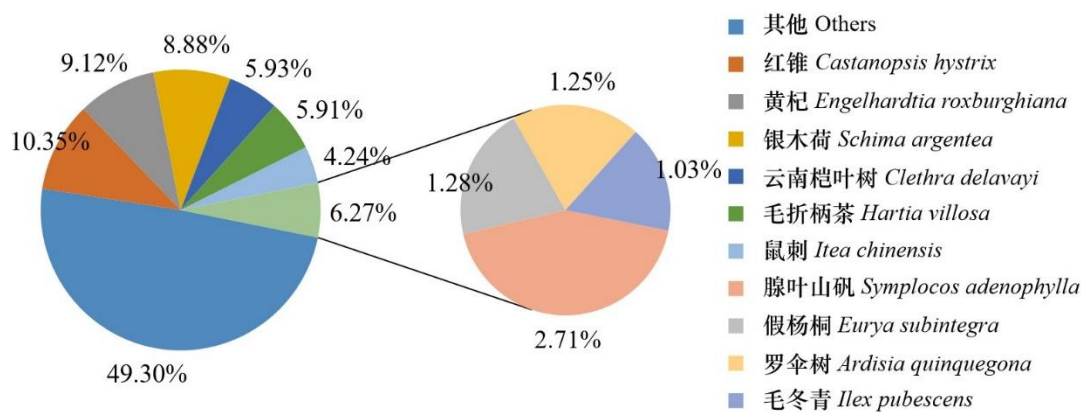


图 3 优势种的累计胸高断面积

Fig. 3 Top 10 species in the cumulative basal area at breast height and abundance of the plot

2.1.3 物种多样性

对群落物种多样性进行分析, 经计算得出: 物种丰富度指数(S): 153、辛普森多样性指数(D): 0.963、Shannon–Wiener 指数(H): 3.873、Pielou 均匀度指数(P): 0.77。对群落物种的数量分布特征进行分析可知, 群落中稀有种和偶见种数量较多, 物种数占比 50.32%, 其中稀有种有 24 种, 偶见种有 53 种(表 3), 可见十万大山山地常绿阔叶林的物种丰富度较高, 群落物种优势度不明显。

表 3 木本植物数量分布特征

Table 3 Characteristics of woody plants of the plot

科	多度	占比	物种	占比
Family	Abundance	Proportion (%)	Species	Proportion (%)
常见种 Common species (>10 株/hm ²)	7 266	96.66	76	49.67
偶见种 Occasional species (2~10 株/hm ²)	227	3.02	53	34.64
稀有种 Rare species (1 株/hm ²)	24	0.32	24	15.68
总计 Total	7 517	100.00	153	100.00

2.2 结构特征

群落木本植物平均胸径为 5.51 cm, 胸径最大的为红锥, 胸径 40.8 cm; 群落中胸径大于

32.5 cm 的个体仅有 8 株。以胸径 1 cm 为一个径级，树高 1 m 为一个高度级，分析群落的径级和树高结构，由图 4 可以看出，群落的径级和树高结构均呈近似倒“J”型。从径级结构上看，群落以 $1\text{ cm} \leq \text{DBH} \leq 5\text{ cm}$ 个体数量最多，共有 4 633 株，占总个体数的 61.63%； $5\text{ cm} < \text{DBH} \leq 12.5\text{ cm}$ 、 $12.5\text{ cm} < \text{DBH} \leq 22.5\text{ cm}$ 、 $\text{DBH} > 22.5\text{ cm}$ 的个体数占比分别为 30.28%、6.85%、1.24%。可见，群落以小径级木本植物占绝对优势，处于正常生长状态。

群落垂直成层明显，群落木本植物树高数量分布以 $H \leq 5\text{ m}$ 个体数最多，共计 4 583 株，占总个体数的 60.97%； $5\text{ m} < H \leq 8\text{ m}$ 、 $H > 8\text{ m}$ 的个体数分别为 2 113 株、821 株。乔木上层均高 12 m，优势种较为明显，由红锥、黄杞占优势；乔木下层均高约 8 m，常见种有银木荷、黄杞、红锥、毛折柄茶、黧蒴锥(*Castanopsis fissa*)、黄樟(*Cinnamomum parthenoxylon*)等。灌木层($H \leq 5\text{ m}$)主要以小乔木、灌木或乔木的幼树组成，常见种有云南桫欏树、罗伞树、银木荷、假杨桐、毛折柄茶、毛冬青。

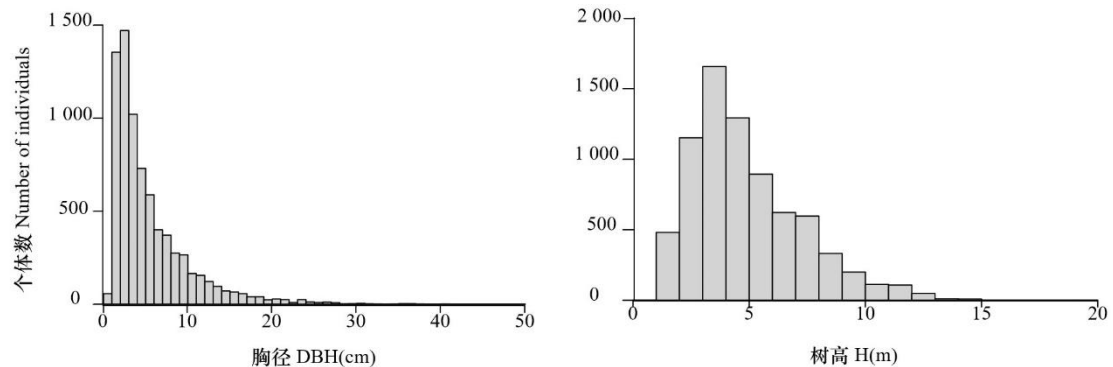
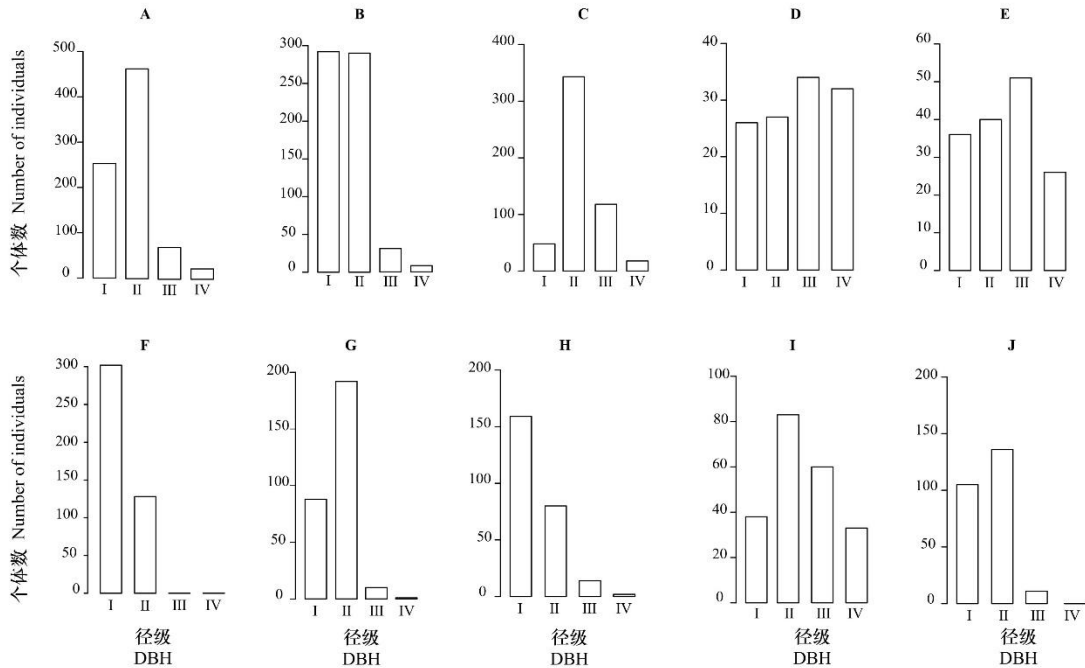


图 4 群落整体胸径、树高数量分布图

Fig. 4 Quantitative distribution map of DBH and tree height of the community in plot

以不同的径级划分标准，分析优势种的径级结构(图 5)，可归为 4 种类型：(1)倒“J”型，以径级 I 的个体数最多，随径级递增个体数逐渐减少，这类树种更新个体丰富，树种天然更新较好，如腺叶山矾。(2)“L”型，以 I、II 径级为主，III、IV 径级缺失或数量极少，如银木荷、罗伞树、毛冬青。(3)“泊松”型，它们多为次林层的优势种，以径级 II 为主，缺乏大径级个体，如云南桫欏树、毛折柄茶、鼠刺、假杨桐。(4)线性分布型，种群结构稳定性介于倒“J”型和“泊松”型之间，此类树种为主林层的优势种，各径级数量变化不大，径级分布图近似线型，存在更新个体不足以补充到大径级的可能性，如红锥和黄杞。



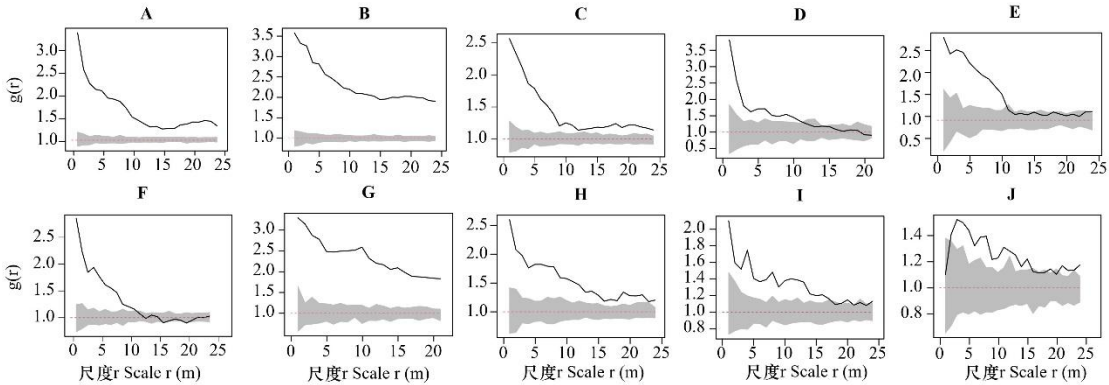
A. 云南桫欏树; B. 银木荷; C. 毛折柄茶; D. 红锥; E. 黄杞; F. 罗伞树; G. 鼠刺; H. 腺叶山矾; I. 假杨桐; J. 毛冬青。
A. *Clethra delavayi*; B. *Schima argentea*; C. *Hartia villosa*; D. *Castanopsis hystrix*; E. *Engelhardtia roxburghiana*; F. *Ardisia quinqueгона*; G. *Itea chinensis*; H. *Symplocos adenophylla*; I. *Eurya subintegra*; J. *Ilex pubescens*.

图5 优势种的径级数量分布图

Fig. 5 Size-class of diameter of dominant species in plot

2.3 优势种的空间分布格局

对群落优势种进行空间分布格局分析(图 6、图 7)，发现云南桫欏树和银木荷的聚集程度明显高于其他物种，云南桫欏树、银木荷、毛折柄茶、鼠刺、腺叶山矾在 1~25 m 尺度上聚集分布，假杨桐在 1~17 m 尺度上聚集分布，红锥、黄杞、罗伞树在 1~11 m 尺度上呈聚集分布，毛冬青在 2~15 m、20~25 m 尺度上聚集分布，其余尺度随机分布。云南桫欏树和银木荷在样地的西南侧较高海拔区域聚集分布，而红锥、黄杞、罗伞树分区趋向样地东北侧较低海拔区域，毛折柄茶聚集分布于样地中部，鼠刺聚集分布于样地西侧，腺叶山矾在样地西北方向中高海拔区域有聚集分布。综上，优势种均表现出不同程度的聚集分布，不同树种在样地聚集分布位置有异，树种的聚集分布差异可能与生境条件相关。

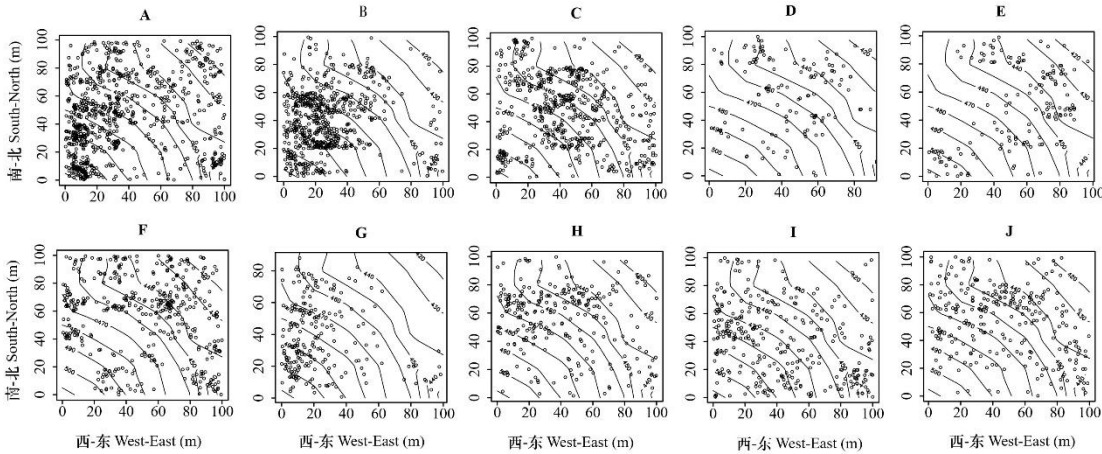


A. 云南桫欏树; B. 银木荷; C. 毛折柄茶; D. 红锥; E. 黄杞; F. 罗伞树; G. 鼠刺; H. 腺叶山矾; I. 假杨桐; J. 毛冬青。

A. *Clethra delavayi*; B. *Schima argentea*; C. *Hartia villosa*; D. *Castanopsis hystrix*; E. *Engelhardtia roxburghiana*; F. *Ardisia quinquegona*; G. *Itea chinensis*; H. *Symplocos adenophylla*; I. *Eurya subintegra*; J. *Ilex pubescens*.

图 6 优势种的种群空间分布格局

Fig. 6 Spatial distribution pattern of dominant species in plot



A. 云南桫欏树; B. 银木荷; C. 毛折柄茶; D. 红锥; E. 黄杞; F. 罗伞树; G. 鼠刺; H. 腺叶山矾; I. 假杨桐; J. 毛冬青。

A. *Clethra delavayi*; B. *Schima argentea*; C. *Hartia villosa*; D. *Castanopsis hystrix*; E. *Engelhardtia roxburghiana*; F. *Ardisia quinquegona*; G. *Itea chinensis*; H. *Symplocos adenophylla*; I. *Eurya subintegra*; J. *Ilex pubescens*.

图 7 优势种的种群空间分布图

Fig.7 Spatial distribution of dominant species in plot

3 讨论与结论

3.1 物种组成及其多样性

十万大山研究样地群落无论是在物种多度、胸高断面面积还是重要值上，均以山茶科、樟科、壳斗科为主，山茶科、樟科、壳斗科是群落优势科，与我国其他常绿阔叶林主要科类相同。十万大山山地常绿阔叶林研究样地的立木密度达 7 517 株/hm²，高于岑王老山、大明山、鼎湖山、车八岭、古田山等原生性或老龄常绿阔叶林样地，说明群落次生性较强，处于向老龄林恢复阶段，这与张田田等(2019)在浙江古田山的研究结果相同。对比样地的物种丰富度可以发现，研究样地群落物种非常丰富，高于同等面积的其他区域常绿阔叶林样地。群落 Shannon-Wiener 指数、辛普森多样性指数均大于鼎湖山、岑王老山和大明山，说明次生林物种α多样性指数大于老龄林。十万大山是我国非常重要的生物多样性热点区域，区域内本身物种就非常丰富，但其物种丰富度高的原因可能还与干扰和演替阶段有关。

优势种不明显是次生林的特征，从重要值上看，样地群落中未有重要值大于 10 的物种，与九万山(彭玉华等，2020)和武夷山(丁晖等，2015)群落结构相似，多个物种在相对密度、相对频度、相对显著度上分散了优势种的优势度，共建种间相互制衡，从而使得优势种的优势特征不明显，而古田山、哀牢山、鼎湖山等老龄林均有优势地位明显的优势种。

表 4 其他常绿阔叶林群落特征分析

Table 4 Analysis of community characteristics of other evergreen broad-leaved forests

样地 Plot	面积 Area(hm ²)	物种数 No. of species	个体密度 Individual density(株/hm ²)	Shannon - Wiener 指数	Simpson 多 样性指数
十万大山(Shiwandashan)	1	153	7 517	3.873	0.963
古田山(Gutianshan)(祝燕等，	24	159/91.8	5 862.5	3.41	-

2008; 芦伟等, 2018)					
哀牢山(Ailaoshan)(温韩东等, 2018)	20	104	2 208	3.32	-
鼎湖山(Dinghushan)(练琚愉等, 2015)	11.8	141	2 732	2.67	0.89
鼎湖山塔吊样地(Dinghushan Tower Crane Plot)(桂旭君等, 2019)	1.44	121	2 875	-	-
车八岭(Chebaling)(吴智宏等, 2021; 栾福臣等, 2022)	20	230/122~134	4 275	-	-
猫儿山(Mao'ershan)(竺琳等, 2009)	2	123	2 118.5	-	-
大明山(Damingshan)(朱宏光等, 2011)	3.2	282	2 738	3.19	0.93
岑王老山(Cenwanglaoshan)(梁洁洁等, 2020)	1	149~196	2 114~4 646	2.67~3.21	0.87~0.94

注：物种数：159/91.8，/前是整个样地物种数，/后是单位面积物种数。
Note: Number of species: 159/91.8, before / is the number of species in the whole sample plot, and after / is the number of species per unit area.

3.2 群落结构特征

径级结构是能衡量群落植物群落稳定性、生长和发育状况的重要指标(叶万辉等, 2008)。群落径级或树高级呈现倒“J”型，说明群落可以实现自我更新，有利于群落的稳定发展(温韩东等, 2018)。本研究群落整体径级结构呈近似倒“J”型，群落 10 个优势种的径级数量分布多呈倒“J”型、“L”型，其中胸径 1~5 cm 的个体数占总个体数的 61.63%，群落主要以灌木树种及乔木幼树组成，较高比例的幼龄个体有助于维持群落动态平衡，群落自我更新能力更强。总体上，十万大山山地常绿阔叶林群落为“增长型”，天然更新和林分发育良好，群落种群能稳定更新与生长。

从优势种空间分布格局看，10 个优势种空间分布均存在不同程度的聚集性，且表现出生境关联性。影响种群空间分布格局的因素较多，如生境异质性、物种生物学特性、干扰程度等(Harms et al., 2001; Boyden et al., 2005)。不同物种在群落中会适应一定的环境条件，占据不同的生态空间，物种自身生物学特性、干扰程度和海拔可能是影响十万大山群落优势种空间分布的因素。由于样地西侧距离道路较近，干扰程度相较于样地中下部大，且样地西南侧海拔较高，光照条件好，故喜光树种银木荷主要分布于样地西南区域，而小乔木云南桫欏树、鼠刺作为伴生树种在样地西南侧亦有聚集。样地下坡位郁闭度较高，林下光照条件较弱，红锥、黄杞幼苗期耐阴能力强，故红锥、黄杞在坡下聚集，灌木罗伞树、毛冬青耐阴，常作为伴生种在下坡位聚集。毛折柄茶在样地中部有聚集分布，腺叶山矾在样地西北侧聚集分布，由此可推测，海拔和干扰可能是影响样地种群空间分布格局的主要影响因子。群落的生境异质性有利于不同生境需求的物种共存(Chesson, 2000)，群落中不同种群在样地中占据不同的空间位置，种群间的空间分离减少了种间竞争，有利于群落物种的共存。

3.3 群落演替

从物种组成上看，红锥和黄杞是顶极群落的优势种，但其在群落中的优势地位不如小乔木云南桫欏树和阳性生树种银木荷。从径级结构和平均树高上看，红锥和黄杞中、大径级木比例较高，乔木上层红锥个体数最多，其次为黄杞；银木荷 I、II 径级个体密度较大，缺乏

大径级立木,但其在乔木下层个体数最多,其次为红锥、黄杞,而云南桫欏树受生物学特性限制乔木层个体数量较少。银木荷是阳生性树种,其亦是亚热带常绿阔叶林群落的代表树种(罗连等, 2019),在样地群落中银木荷幼苗幼树储备量充足,红锥、黄杞幼苗幼树远不及银木荷,预测在未来的一段时间内,群落会向以银木荷为主要优势种的方向发展。群落中胸径最大的一株红锥仅为 40.8 cm,阳性树种比例高、个体密度大、优势种不明显,说明群落自然恢复时间较短,仍具有较强的次生性;顶极群落优势种在乔木上层占据优势,说明群落正在向着顶极群落发展,群落整体上处于干扰后自然演替的中期阶段。

群落种群的空间分布格局与群落的演替阶段有密切关系,群落到达稳定阶段时,种群的分布格局多趋于随机分布(Loreau et al., 2001; Yang et al., 2019)。十万大山山地常绿阔叶林优势种的分布格局多呈聚集分布,说明群落未到达稳定阶段。群落优势种在样地中占据不同的空间位置,群落具有生态位分化的特征,说明群落物种能稳定共存。

3.4 结论

本文以十万大山国家级自然保护区山地常绿阔叶林群落为研究对象,分析了群落的物种组成、径级结构与优势种的空间分布格局。研究表明:群落整体径级结构、树高结构呈近似倒“J”型,说明该群落能稳定发展,且具有自我维持和更新能力。群落优势种的空间分布格局呈聚集分布、阳生性树种银木荷的优势地位及群落中大量小径级个体的存在,暗示了群落自然恢复时间较短。虽然群落中已有顶极群落优势种存在,但其优势地位不明显,说明群落仍处于干扰后恢复阶段,但具有向稳定顶极群落发展的潜力,应继续加强保育,开展森林长期监测,探究群落演替过程中物种数量组成的变化规律。

参考文献

- BOYDEN S, BINKLEY D, SHEPPERD W. 2005. Spatial and temporal patterns in structure, regeneration, and mortality of an Old-Growth ponderosa pine forest in the Colorado Front Range[J]. *For Ecol Manage*, 219(1): 43-55.
- CHESSON P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity[J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 31: 343-366.
- CONDIT R. 1998. Tropical Forest Census Plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots[M]. Berlin: Springer Science & Business Media: 15-97.
- EDUARDO V, ISABEL M, STEPHAN G, et al., 2016. An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology[J]. *Ecography*, 39(11): 1042-1055.
- HARMS KE, CONDIT R, HUBBELL SP, et al., 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-Ha Neotropical Forest Plot[J]. *J Ecol*, 6(89): 947-959.
- KUBOTA Y, KUBO H, et al., 2007. Spatial pattern dynamics over 10 years in a Conifer/Broadleaved forest, Northern Japan[J]. *Plant Ecol*, 190(1): 143-157.
- LOREAU M, NAEEM S, INCHAUSTI P, et al., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges[J]. *Sci*, 294(5543): 804-808.
- YANG M, CAI T, JU C, et al., 2019. Evaluating spatial structure of a mixed broad-leaved/korean pine forest based on neighborhood relationships in Mudanfeng national nature reserve, China[J]. *J For Res*, 30(4): 1375-1381.
- DING H, FANG YM, YANG Q, et al., 2015. Community characteristics of subtropical evergreen broad-leaved forest sample plot in Wuyi Mountain[J]. *Biodivers Sci*, 23(4): 479-492. [丁晖, 方炎明, 杨青, 等, 2015. 武夷山中亚热带常绿阔叶林样地的群落特征[J]. *生物多样性*, 23(4):

479-492.]

- GUI XJ, LIAN JY, ZHANG RY, et al., 2019. Vertical structure and its biodiversity in a subtropical evergreen broad-leaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China[J]. Biodivers Sci, 27(6): 619-629. [桂旭君, 练琚愉, 张入匀, 等, 2019. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征[J]. 生物多样性, 27(6): 619-629.]
- HE ZL, XU H, QIN XS, et al., 2017. Spatial distribution pattern and correlation of two oleander species in the tropical mountain rain forest of Jianfengling, Hainan[J]. Biodivers Sci, 25(10): 1065-1074. [何增丽, 许涵, 秦新生, 等, 2017. 海南尖峰岭热带山地雨林 2 种夹竹桃科植物的空间分布格局与关联性[J]. 生物多样性, 25(10): 1065-1074.]
- HE TP, WEN YG, WEN XF, et al., 2004. Plant resources of Guangxi Shiwandashan Nature Reserve[J]. Chin Wild Plant Resour, 23(1): 23-26. [和太平, 温远光, 文祥凤, 等, 2004. 广西十万大山自然保护区植物资源[J]. 中国野生植物资源, 23(1): 23-26.]
- LIAN JY, CHEN C, HUANG ZL, et al., 2015. Community composition and stand age in a subtropical forest, Southern China[J]. Biodivers Sci, 23(2): 174-182. [练琚愉, 陈灿, 黄忠良, 等, 2015. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林不同成熟度群落特征的比较[J]. 生物多样性, 23(2): 174-182.]
- LIANG JJ, ZHOU XG, WEN YG, et al., 2020. Species composition and diversity characteristics in evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests of Mt.Cenwanglaoshan[J]. Guangxi Sci, 27(2): 136-144. [梁洁洁, 周晓果, 温远光, 等, 2020. 岑王老山常绿落叶阔叶混交林的物种组成及多样性特征[J]. 广西科学, 27(2): 136-144.]
- LU W, YU JP, REN HB, et al., 2018. Spatial variations in species diversity of mid-subtropical evergreen broad-leaved forest community in Gutianshan national nature reserve[J]. Biodivers Sci, 26(9): 1023-1028. [芦伟, 余建平, 任海保, 等, 2018. 古田山中亚热带常绿阔叶林群落物种多样性的空间变异特征[J]. 生物多样性, 26(9): 1023-1028.]
- LUAN FC, LU LR, SHU ZF, et al., 2022. Diversity & Distribution pattern of tree species in evergreen broad-leaf forest of Chebaling, Guangdong[J]. J Shaoguan Univ, 43(3): 47-51. [栾福臣, 卢李荣, 束祖飞, 等, 2022. 广东车八岭常绿阔叶林物种多样性及分布格局[J]. 韶关学院学报, 43(3): 47-51.]
- LUO L, SONG HZ, LIU ZC, et al., 2019. *Schima argentea* communities in the middle Luoxiao Mountains[J]. Guihaia, 39(7): 986-996. [罗连, 宋含章, 刘忠成, 等, 2019. 罗霄山脉中段地区银木荷群落研究[J]. 广西植物, 39(7): 986-996.]
- PENG YH, ZENG J, SHEN WH, et al., 2020. Analysis of species composition and spatial structure characteristics of evergreen broad-leaved forest in Jiuwan Mountain[J]. J Centr S Univ For Technol, 40(12): 17-25. [彭玉华, 曾健, 申文辉, 等, 2020. 九万山常绿阔叶林物种组成及空间结构特征分析[J]. 中南林业科技大学学报, 40(12): 17-25.]
- QIAN HY, ZHANG TT, CHEN SW, et al., 2018. Community structures and biodiversities of broad-leaved forest and two types of plantations in Gutianshan National Nature Reserve, Zhejiang province[J]. Guihaia, 38(10): 1371-1381. [钱海源, 张田田, 陈声文, 等, 2018. 古田山自然保护区阔叶林与两种人工林的群落结构和生物多样性[J]. 广西植物, 38(10): 1371-1381.]
- TAN WF, LI DQ, WEN YG, et al., 2005. Biodiversity and its protection system in Guangxi Shiwandashan Nature Reserve [M]. Beijing: China Environ Sci Press: 1-40. [谭伟福, 黎德丘, 温远光, 等, 2005. 广西十万大山自然保护区生物多样性及其保护体系[M]. 北京: 中国环境科学出版社: 1-40.]
- WEI QQ, ZHANG BY, LI M, et al., 2018. Newly recorded species of mosses in Guangxi, China[J]. Guihaia, 38(3): 388-396. [魏倩倩, 章博远, 李敏, 等, 2018. 广西藓类植物新记录的报道[J].

- 广西植物, 38(3): 388-396.]
- WEN HD, LIN LX, YANG J, et al., 2018. Species composition and community structure of 20 hm² dynamic sample plot of moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain, Yunnan [J]. Chin J Plant Ecol, 42(4): 419-429. [温韩东, 林露湘, 杨洁, 等, 2018. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林 20 hm² 动态样地的物种组成与群落结构[J]. 植物生态学报, 42(4): 419-429.]
- WU ZH, WANG Z, LUAN FC, et al., 2021. Community composition and floral characteristics of the Chebaling 20 hm² forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. For Environ Sci, 37(3): 86-91. [吴智宏, 王梓, 栾福臣, 等, 2021. 车八岭 20hm² 中亚热带常绿阔叶林监测样地群落物种组成和区系特征[J]. 林业与环境科学, 37(3): 86-91.]
- XU XH, YU MJ, HU ZH, et al., 2005. Population structure and dynamics of *Castanopsis eyrei* in Gutianshan nature reserve, Zhejiang Province [J]. Acta Ecol Sin, 25(3): 645-653. [徐学红, 于明坚, 胡正华, 等, 2005. 浙江古田山自然保护区甜槠种群结构与动态[J]. 生态学报, 25(3): 645-653.]
- YE WH, CAO HL, HUANG ZL, et al., 2008. Community structure of a 20hm² lower subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan, China[J]. Chin J Plant Ecol, 32(2): 274-286. [叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 等, 2008. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地群落特征研究[J]. 植物生态学报, 32(2): 274-286.]
- YU YF, HE TG, DU H, et al., 2019. Changes in species composition and diversity of vegetation communities along degradation in karst area of Northwest Guangxi[J]. Guihaia, 39(2): 178-188. [俞月凤, 何铁光, 杜虎, 等, 2019. 桂西北喀斯特地区不同退化程度植被群落物种组成及多样性特征[J]. 广西植物, 39(2): 178-188.]
- ZHANG DN, XU GP, ZHANG ZF, et al., 2016. Seasonal dynamics of soil enzymes and microbial activities in a typical secondary broad-leaved forest at Shiwan Mountain, South China[J]. Guihaia, 36(2): 200-207. [张德楠, 徐广平, 张中峰, 等, 2016. 十万大山地区典型次生阔叶林土壤微生物数量及酶活性的季节动态[J]. 广西植物, 36(2): 200-207.]
- ZHANG TT, WANG X, REN HB, et al., 2019. A comparative study on the community characteristics of secondary and old-growth evergreen broad-leaved forests in Gutianshan, Zhejiang Province[J]. Biodivers Sci, 27(10): 1069-1080. [张田田, 王璇, 任海保, 等, 2019. 浙江古田山次生与老龄常绿阔叶林群落特征的比较[J]. 生物多样性, 27(10): 1069-1080.]
- ZHAO GD, CHEN J, XU GX, et al., 2021. Species composition and community structure of Miyaluo subalpine dark coniferous forest dynamic plot in western Sichuan, China[J]. Chin J Ecol, 40(11): 3501-3511. [赵广东, 陈健, 许格希, 等, 2021. 川西米亚罗亚高山暗针叶林动态样地物种组成与群落结构[J]. 生态学杂志, 40(11): 3501-3511.]
- ZHU HG, LI YQ, WEN YG, et al., 2011. The dynamics of the structure and plant species diversity of evergreen broadleaved forests in Damingshan National Nature Reserve after a severe ice storm damage in 2008, China[J]. Acta Ecol Sin, 31(19): 5571-5577. [朱宏光, 李燕群, 温远光, 等, 2011. 特大冰冻灾害后大明山常绿阔叶林结构及物种多样性动态[J]. 生态学报, 31(19): 5571-5577.]
- ZHU L, CAO HL, LUO YZ, et al., 2009. Dynamics of plant composition in permanent plots Guangxi Mao'ershan National Nature Qeserve, China[J]. J Anhui Agric Sci, 37(30): 15006-15008. [竺琳, 曹洪麟, 罗远周, 等, 2009. 广西猫儿山 2 块 1hm² 永久样地乔木组成动态分析[J]. 安徽农业科学, 37(30): 15006-15008.]
- ZHU Y, ZHAO GF, ZHANG LW, et al., 2008. Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in mid-subtropical evergreen broad-leaved forest East China[J]. Chin J Plant

Ecol, 32(2):262-273. [祝燕, 赵谷风, 张俪文, 等, 2008. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构[J]. 植物生态学报, 32(2): 262-273.]